ЛИТЕРАТУРА

Белінг Д. Вивчення іхтіофавни України в зв'язку з потребами народного господарства.— Зап. Київськ. Вет.-зоотехн. ін-ту, 1925, 3, с. 119—135.
Белінг Д. До іхтіофавни південних річок України.— Зап. Київськ. Вет.-зоотехн. ін-ту, 1926, 4, с. 61—66.
Белінг Д. До поширення Alburnoides bipunctatus rossicus Berg по річках України.— Зб. праць Дніпровськ. біол. ст., 1928, № 4, с. 271—277.
Берг Л. Русская быстрянка Alburnoides bipunctatus rossicus Berg subsp. nova.— Изв. отд. приклад. ихтиол., 1925, 2, с. 56.
Берг Л. С. Рыбы Marsipobranchii и Pisces.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1933. (Фауна СССР и сопредельных стран; Т. 3. Вып. 3).— 846 с.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949.— Ч. 2. 925 с.
Жуков П. И. Рыбы Белоруссии.— Минск : Наука и техника, 1965.— 415 с.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция.— М. : Мир, 1968.— 397 с.
Опалатенко Л. К. Ихтиофауна бассейна верхнего Днестра : Автореф. дис. . . . канд. биол. наук.— Кишинев, 1967.— 26 с.
Паншин І. До іхтіофавни р. Дніпра в районі від Дніпропетровська до Нікополя.— Зб. праць Дніпровськ. біол. ст., 1931, ч. 6, с. 111—138.
Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966.— 376 с.
Сластененко Ю. П. До питання про поширення Alburnoides bipunctatus rossicus Berg в річках Дністрового сточища.— Зб. праць Дніпровськ. біол. ст., 1929, ч. 5, с. 73—75.
Сластененко Ю. П. Матеріали до вивчення іхтіофавни горішньої та середньої течії р. Південний Буг.— Зб. праць Дніпровськ. біол. ст., 1931, ч. 6, с. 75—92.
Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М. : Изд-во Москов. ун-та, 1969.— 186 с.
Смирнов Е. С. О кодировании признаков для таксономического анализа.— Журн. общ. биол., 1971, 32, № 2, с. 224—228.
Шмидт В. М. О методике таксономического анализа Е. С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике.— Ботан. журн., 1962, 47, № 11, с. 1648—1654.
Bănărescu P. Die Rassiale zugehörigkeit einiger Rumänischen süsswasser-fischarten. Izdanija Inst. de Pisciculture de la RP Macedoine 1957, 2, N 4, S. 58—80.
Mayr E., Linsley E. C., Usinger R. Methods and Principles of Systematic Zoology. New York—Toronto—London, 1953.
Penczak T., Przasnyska M. Przyczynek do znajomosci biologii i morfologii Alburnoides bipunctatus (Bloch).— Przegl. Zool., 1969, 13, N 1, p. 58—66.
Scora S. The cyprinid Alburnus bipunctatus Bloch from the basins of the rivers upper Sun und Dunajec.— Acta hydrobiol., 1972, 14, N 2, p. 173—204.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
11.V 1977 г.

УДК 591.465.31+547.915.5

Н. В. Королев

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ГИСТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЯИЧНИКОВ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И О СОДЕРЖАНИИ В НИХ ЛИПИДОВ

Исследование липидов в яичниках диких млекопитающих вызывает особый интерес, поскольку овариальные гормоны являются жирорастворимыми стеролами, продуцируемыми клеточными элементами гонад (Савченко, 1967; Киршенблат, 1973; Покровский, 1976). Сравнительный анализ липидов в тканевых структурах яичников не проводился. В то же время известно, что ооциты плацентарных животных выразительно отличаются по морфологии и количеству липидных включений (Стекленев, 1973; Королев, 1976). Цель настоящей работы — изучить методами

гистохимии липиды в женских гонадах у отдельных представителей некоторых отрядов млекопитающих и выявить возможные корреляции между количеством липидных включений в генеративных элементах (ооциты на разных стадиях развития) и тканевых структурах яичников.

Материал и методика. Исследованы яичники половозрелых самок в период повышенной половой активности (время, соответствующее гону) 7 видов млекопитающих: куница каменная (5), лисица рыжая (4), заяц-русак (5), кролик (3), дельфин-белобочка (3), афалина (5), нутрия (4).

Материал фиксировали в 12%-ном нейтральном формалине или кальций-формоле. Гистологическое строение яичников изучали на целлоидиновых или парафиновых срезах, окрашенных гематоксилин-эозином, по Ван Гизон и резорцин-фуксином. Для выявления липидов изготовляли срезы половых желез в криостате и производили обзорную окраску суданом черным В. Фосфолипиды определяли по Иорданову (Jordanov и др., 1972), гидрофильные липиды с эфирными связями — реакцией Адамса, нейтральные жиры — суданом III—IV по Кею, холестерин и его эфиры — методом Шульца, стерины — способом Льюиса — Лоббана, жирные кислоты — по Лилли. Контролируемая экстракция пиридином.

Результаты исследования. Полученные данные свидетельствуют о существенных видовых различиях в содержании липидов в гонадах животных, относящихся к различным отрядам млекопитающих.

Заяц-русак, кролик (отряд зайцеобразные). Характерной гистологической особенностью их яичников является мощное развитие интерстициальной железистой ткани стромального типа *. Основную массу коркового и мозгового вещества яичников составляют крупные, компактно расположенные интерстициальные клетки полигональной формы с круглыми, бедными хроматином ядрами. В мозговом веществе они занимают пространства между сосудистыми пучками, в корковом — залегают между фолликулами и почти достигают белочной оболочки. В то же время волокнистые структуры развиты в гонадах слабо.

Яичники кроликов и, особенно, зайцев отличаются наиболее высоким содержанием липидов. Липидные гранулы плотно заполняют цитоплазму всех интерстициальных клеток стромы и на микропрепаратах образуют подобие сплошного «жирового поля». Это наиболее четко проявляется в яичниках зайца, где скопления липидов обнаруживаются даже в стенках сосудов, чего никогда не наблюдалось в гонадах других изученных нами животных (рис. 1, *а*).

Примордиальные и растущие фолликулы отличаются сравнительно низким содержанием липидов. Тека и гранулеза нормально развивающихся везикулярных фолликулов не обнаруживают суданофилии. При атрезии в структурных компонентах фолликулов — внутренней соединительнотканной оболочке и зернистом слое — появляются мелкие конгломераты липидов.

Для яйцевых клеток зайцев и кроликов характерно умеренное содержание липидов. Ооплазма имеет мелкозернистую структуру. В ооцитах зайца липидные гранулы сконцентрированы главным образом в центральной зоне, вокруг ядра (рис. 2, *а*). У кроликов они равномерно рассеяны по всей ооплазме.

---

* В работе использована классификация интерстициальной железистой ткани яичников по Моссман, Дюк (Mossman, Duke, 1973).

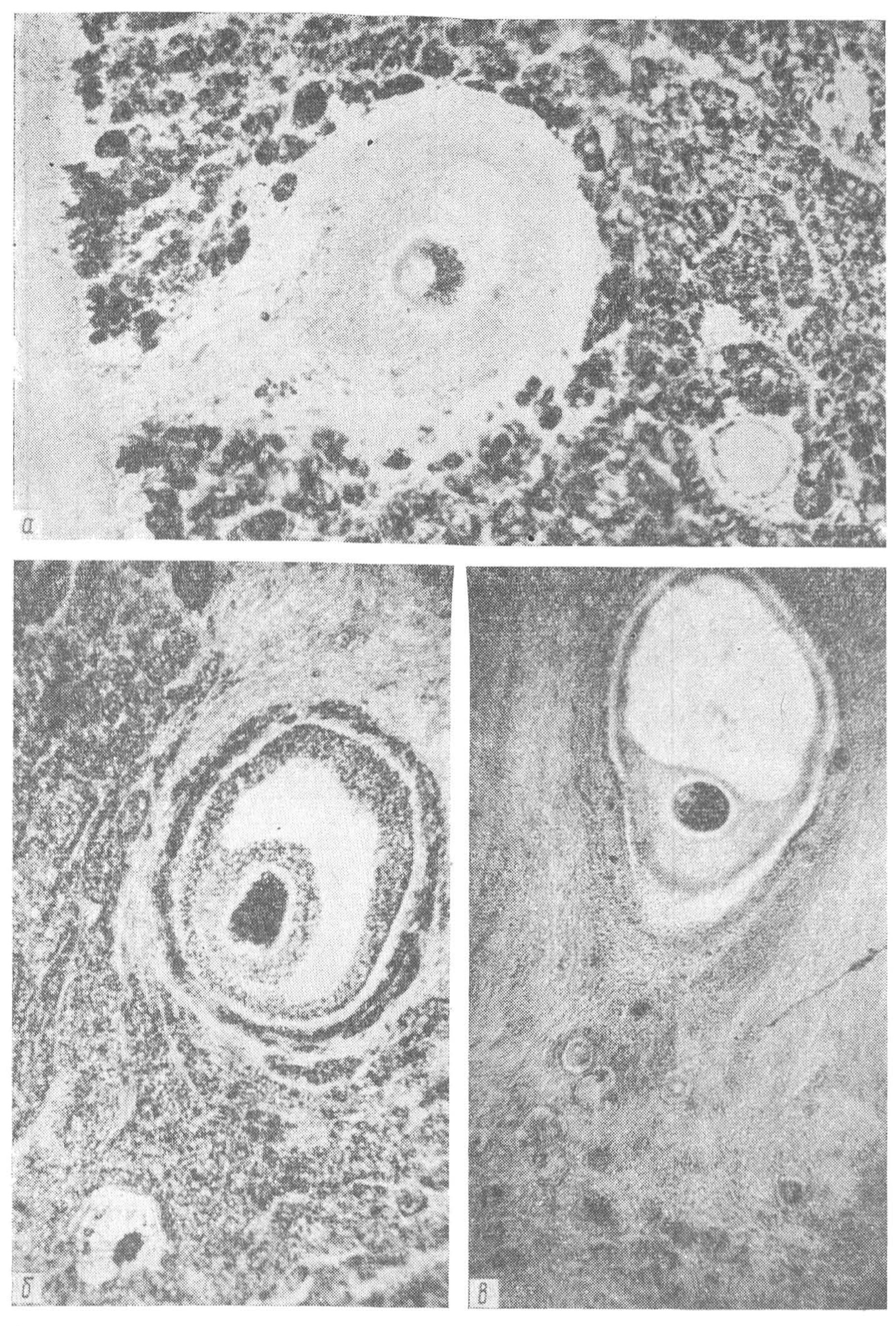


Рис. 1. Распределение липидов в корковом веществе яичников (окраска суданом черным В, ×100):
а — зайца; *б* — куницы; *в* — афалины.

Куница каменная, лисица рыжая (отряд хищные). Гистологическая структура яичников этих животных во многом сходна. В гонадах хорошо развита интерстициальная железистая ткань типа мозговых тяжей. Корковое и мозговое вещество яичников составляют,

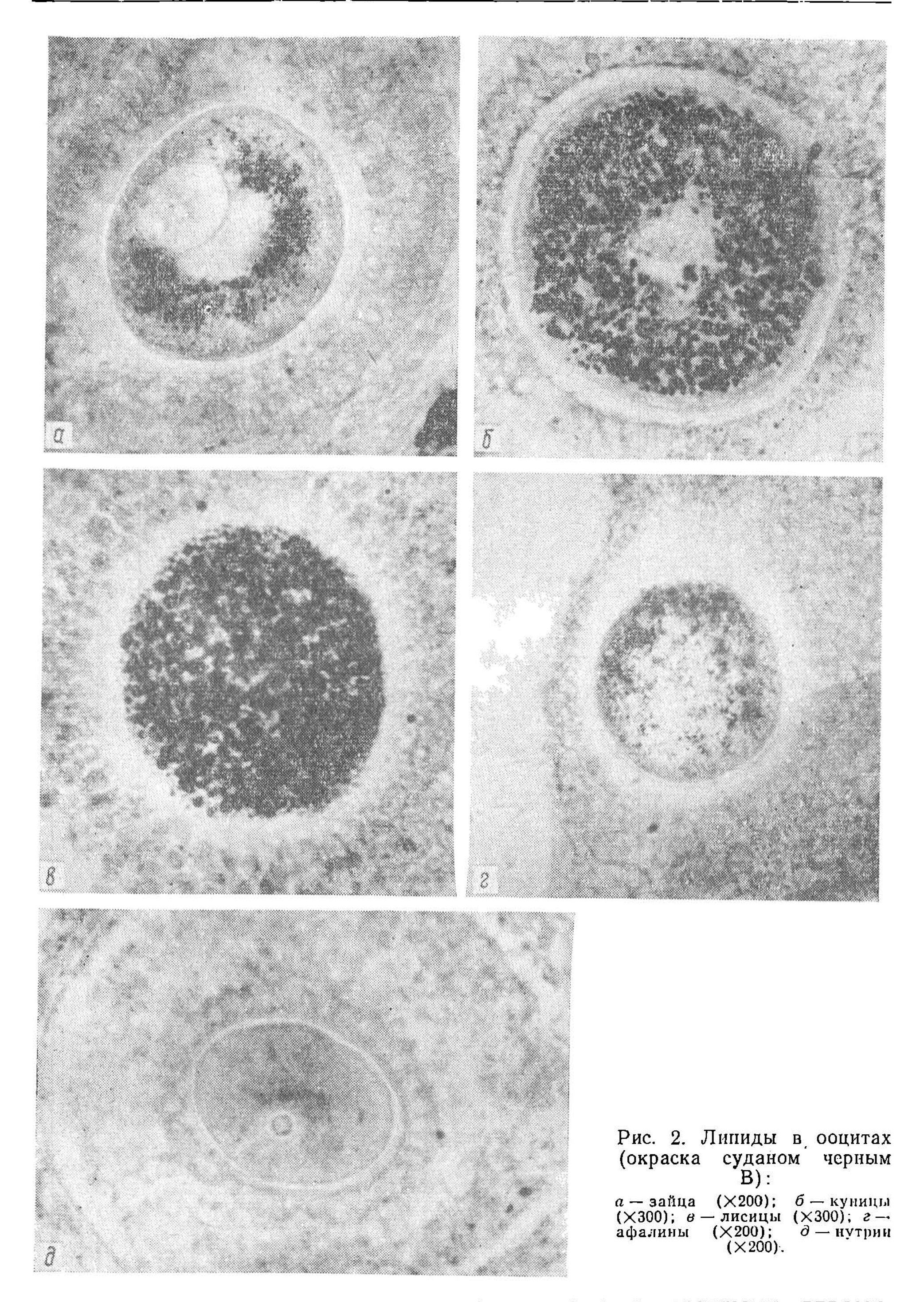


Рис. 2. Липиды в ооцитах (окраска суданом черным В):

а — зайца (×200); *б* — куницы (×300); *в* — лисицы (×300); *г* — афалины (×200); *д* — нутрии (×200).

в основном, крупные интерстициальные клетки со светлыми ядрами, в которых определяются редкие глыбки хроматина. На срезах яичников куницы эти клетки образуют правильной формы скопления в виде небольших островков, разделенных тонкими прослойками соединительной ткани. Внутренняя соединительнотканная оболочка фолликулов содержит

текальные интерстициальные клетки, которые выразительно отличаются от клеток стромы, так как их цитоплазма более светлая, а ядра меньше и гораздо интенсивнее окрашиваются гематоксилином.

Яичники указанных животных богаты липидами. В интерстициальных клетках стромы липидные включения встречаются в виде немногочисленных мелких гранул или образуют массивные скопления заполняющие всю цитоплазму. Наиболее высокая концентрация липидов наблюдается в текальных интерстициальных клетках везикулярных фолликулов с признаками атрезии. Они, как правило, перегружены липидами в результате чего возникает «липидное кольцо» фолликула (рис. 1, *б*). Судановые красители окрашивают также и фолликулярный эпителий.

Ооциты куниц и лисиц имеют богатый липидами желток, дейтоплазма крупнозернистая, липидные капли большие и четко выявляются с помощью черного судана на всех стадиях роста половой клетки (рис. 2, *б*, *в*).

Дельфин-белобочка, афалина (отряд китообразные). Яичники черноморских дельфинов имеют своеобразное гистологическое строение, что было показано нами в предыдущих работах (Георгиевская, Королев, Авильцева, 1973; Королев, 1975). В отличие от рассмотренных выше животных, у дельфинов строму яичников формирует мощно развитый соединительнотканный каркас. Он образован плотной сетью параллельных коллагеновых волокон, ориентированных по радиусам от мозгового вещества к белочной оболочке. В яичниках половозрелых самок преобладают зрелые коллагеновые тяжи, интенсивно окрашивающиеся пикрофуксином. Пространства между волокнами заполнены клеточными элементами, основную массу которых составляют удлиненные клетки с веретенообразными ядрами. Типичные интерстициальные клетки в строме не обнаруживаются, а сосредоточены главным образом в текальных оболочках фолликулов с признаками атрезии.

Результаты иследования липидов позволяют отметить другие видовые особенности гонад самок дельфинов. В яичниках этих млекопитающих наблюдается минимальное количество липидов по сравнению с названными выше животными. Оформленные липиды отсутствуют в соединительнотканной строме коркового и мозгового слоя гонад (рис. 1, *в*). Умеренное количество мелких суданофильных гранул выявляется во внутренней текальной оболочке фолликулов с признаками дегенерации. Более значительные вкрапления липидов отмечены в атретических телах яичников (рис. 3, *а*).

В яйцеклетках дельфинов содержание липидов умеренное. На всех стадиях роста в ооцитах сохраняется мелкозернистая структура желтка, ооплазма заполнена небольшими суданофильными зернами (рис. 2, *г*).

Нутрия (отряд грызунов). Локализация липидов в яичниках нутрий представляет особый интерес, поскольку яйцеклетки этих животных не имеют оформленных липидных включений и относятся к числу гамет с бедным липидами желтком (рис. 2, *д*). Тем не менее, яичники нутрии в целом характеризуются высокой концентрацией липидов, сосредоточенных главным образом в интерстициальных клетках стромы (рис. 3, *б*). В структурных компонентах фолликулов распределение липидов сохраняет те же закономерности, что и у названных выше животных.

Качественный состав липидов, идентифицированный гистохимическими методами, у всех изученных представителей включает следующие группы — нейтральные липиды; фосфолипиды, в том числе гидрофильные липиды с эфирными связями — лецитин, кефалин. Высокое содержание жирных кислот (реакция Лилли) отмечается в клетках стромы

яичников зайцев, а также в богатых липидами ооцитах лисиц и несколько меньшей степени у куниц. Особое значение имеет определение холестерина, как ключевого звена в биосинтезе стероидных гормонов. Положительная реакция Шульца наблюдается во всех изученных яичниках, однако интенсивность реакции и степень развития специфического окрашивания отличаются в различных гистологических структурах, о чем

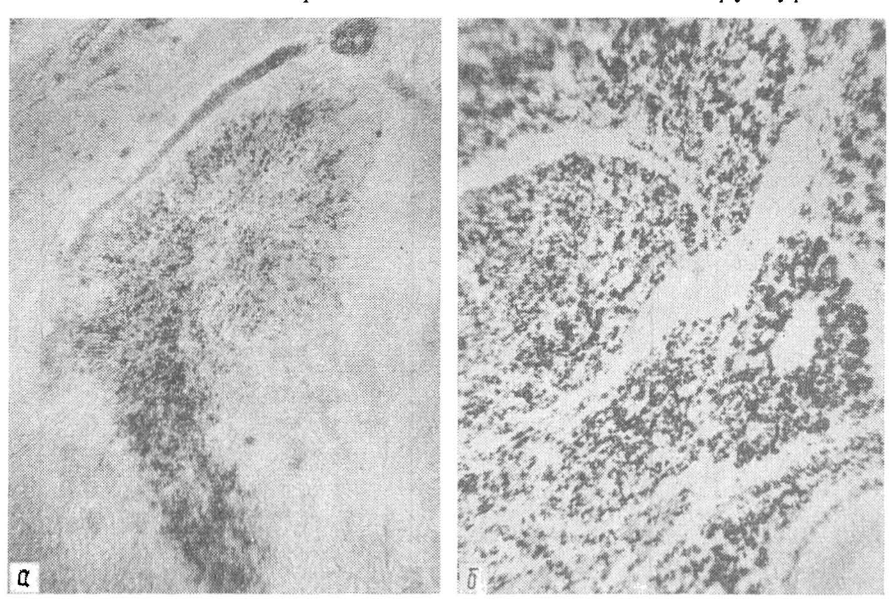


Рис. 3. Распределение липидов в яичниках (окраска суданом черным В, ×100):

а — атретическое тело яичника дельфина с вкраплениями липидов; *б* — липиды в корковом веществе яичника нутрии.

свидетельствуют данные таблицы. Обращает внимание высокая концентрация холестерина в богатых липидами ооцитах лисиц, а также в зернистом слое атретических фолликулов и строме яичников зайцев и кроликов.

Обсуждение и заключение. Результаты настоящей работы показывают, что количество и распределение липидов в структурных элементах яичников у рассмотренных представителей некоторых отрядов млекопитающих характеризуется значительным разнообразием. Видовые различия содержания липидов в гонадах самок связаны с гистологическими особенностями половой железы и, прежде всего, со степенью развития интерстициальной железистой ткани. Вполне очевидны корреляции между общим суммарным фондом липидов яичника и количеством интерстициальных клеток в строме этого органа.

До настоящего времени функциональное значение интерстициальной железистой ткани в строме яичников различных млекопитающих, особенно диких, во многом неясно. Поэтому полученные нами данные целесообразно учитывать при изучении биосинтеза стероидных гормонов женскими гонадами, особенно в связи с имеющимися данными (эксперименты in vitro) об участии овариальной стромы в синтезе многочисленных стероидных соединений (Savard, Mursh, Rice, 1965; Rice, Savard, 1966).

Приведенное нами сравнительное исследование показывает, что гаметы изученных видов млекопитающих выразительно отличаются по

количеству и характеру липидных включений. Однако не удается выявить каких-либо закономерностей между загруженностью липидами яйцевых клеток и общим их содержанием в яичниках плацентарных. Так, половые железы зайца и дельфина, значительно отличаясь строением, уровнем концентрации и распределением липидов, продуцируют

Распределение холестерина, выявленного реакцией Шульца, в гистологических структурах яичников разных млекопитающих

Вид	Строма яичника	Фолликулы с признаками атрезии		Ооциты
		оболочки	зернистый слой	
Заяц-русак	+++	+	+++	—
Кролик	+++	++	+++	—
Куница каменная	+	++	+	+
Лисица рыжая	+	++	++	+++
Дельфин-белобочка	+	+	+	—
Афалина	+	+	+	—
Нутрия	++	+	+	—

Оценка интенсивности реакции: +++ сильная; ++ умеренная; + слабая; — отсутствие реакции.

примерно одинаковые по структуре дейтоплазмы яйцевые клетки. Известно, что у большинства позвоночных компоненты желтка яйца синтезируются экстрагонадно и в последующем транспортируются с плазмой крови в яичник, поглощаясь ооцитом с помощью микропиноцитоза (Schjeide et al., 1970; Гачинская, 1975). Согласно Гурая (Guraya, 1965) подобные механизмы справедливы и для млекопитающих, при этом автор подчеркивает существенную роль элементов стромы и гранулезы (фолликулярные клетки), облегчающих поступление липидов в растущие ооциты. Данные настоящей работы свидетельствуют о наличии особых механизмов перераспределения липидов внутри гонад. Синтез липидов в оогенезе плацентарных не зависит от общего липидного фонда яичников и контролируется в пределах каждого вида материнским генотипом.

ЛИТЕРАТУРА

Гачинская Е. Р. О классификации типов оогенеза.— Онтогенез, 1975, № 6, с. 539—545.

Георгиевская Л. С., Королев Н. В., Авильцева В. И. Некоторые вопросы гистофизиологии яичников черноморских дельфинов.— В кн.: Морфогенез и регенерация. Харьков, 1973, с. 109—112.

Киршенблат Я. Д. Сравнительная эндокринология яичников.— М. : Наука. 1973.

Королев В. А. Липиды яйцеклеток плацентарных млекопитающих.— Цитология, 1976, № 10, с. 1281—1284.

Королев Н. В. Иннервация яичников черноморских дельфинов Delphinus delphis в возрастном аспекте.— В кн.: Морфогенез и регенерация. Харьков, 1975, с. 83—85.

Покровский Б. В. Половые гормоны.— В кн.: Биохимия гормонов и гормональная регуляция. М. : Наука, 1976.

Савченко О. Н. Гормоны яичника и гонадотропные гормоны.— Л.: Медицина, 1967.

Стекленев Е. П. Видовые особенности морфологии яйцеклеток млекопитающих.— Цитология и генетика, 1973, № 5, с. 432—437.

Guraya S. S. A histochemical analysis of lipid yolk deposition in the oocytes of cat and dog.— J. Exp. Zool., 1965, N 1, p. 123—128.

Jordanov J., Zaprianova E. A technique combinig Baker's acid hematein and Hadjioloff's hydrotropic Sudan III stains for identification of choline-containing phospholipids within the same tissue section.— Acta histochem., 1972, 42, N 2, p. 360—366.
Mossman H. W., Duke K. L. Comparative morphology of the mammalian ovary.— Wisconsin: Univ. Wisconsin Press, 1973.
Rice B. F., Savard K. Steroid hormone formation in the human ovary.— J. Clin. Endocrinol, 1966, 26, p. 593—609.
Savard K., Mursh J. M., Rice B. F. Gonadotropins and ovarian steroidogenesis.— Recent Progr. Hormone Res., 1965, 21, p. 285—365.
Schjeide O. A., Guley F., Grellet E. A., I-San L. R., Vellis J., Mend J. F. Macromolecules in oocyte maturation.— Biol. Repr. Suppl., 1970, 2, p. 14—43.

Симферопольский университет

Поступила в редакцию 23.IV 1977 г.

УДК [591.48:591.477]:599.537

О. В. Нечаева

РЕЦЕПТОРНЫЙ АППАРАТ ПАРАГЕНИТАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ КОЖИ ДЕЛЬФИНОВ

Целью работы было изучение рецепторов парагенитальной области кожи половозрелых самок черноморских дельфинов трех видов — афалины (*Tursiops truncatus* M.) — 3 особи, белобочки (*Delphinus delphis* L.) — 2 и азовки (*Phocaena phocaena* L.) — 3. Интраорганные нервные компоненты выявляли с помощью импрегнационной методики Бильшовского-Грос в различных модификациях.

При послойном изучении срезов кожи данной области обнаружены афферентные мякотные нервные волокна преимущественно среднего и малого калибров, идущие в составе смешанных пучков. Вступая в эпидермис, эти пучки рассыпаются на отдельные волокна, которые, теряя миелиновую оболочку и истончаясь, образуют усиковидные или пуговчатые нервные окончания. В литературе имеются данные (Palmer a. Weddell, 1964) о том, что в эпидермисе кожи рефлексогенных зон определяются инкапсулированные рецепторы. Однако на нашем материале мы не обнаружили таковых. Были выявлены в довольно большом количестве лишь сравнительно просто устроенные концевые нервные приборы (усиковидные, кустиковидные, пуговчатые и т. д.). Кроме того, для эпидермиса исследованных дельфинов характерны так называемые рецепторные поля, образованные переплетением нервных волокон.

При сравнении дерма значительно богаче эпидермиса как по количеству, так и по разнообразию рецепторных окончаний. Здесь имеется огромное количество свободных и несвободных чувствительных нервных окончаний. Из них свободные имеют форму компактных и диффузных кустиков. Это простые древовидные окончания с хорошо развитым нейрофибриллярным аппаратом. Чаще всего они встречаются в дермальных сосочках (рис. 1, 3, 5). Несвободные чувствительные окончания представлены инкапсулированными тельцами, различными по строению, форме и размерам. Наиболее характерными для всех слоев дермы являются рецепторы типа колб Краузе (рис. 1 *а*, 2). Строение этих концевых образований таково: мякотное волокно малого калибра, теряя миелинову оболочку, входит во внутреннюю колбу, где образует многочисленные и беспорядочные завитки. Снаружи колба окружена несколькими соединительнотканными пластинками. Кроме того, довольно часто